

УДК 576.895.133 : 591.4

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕНКИ МЕТАСОМЫ
ЦИСТАКАНТА СКРЕБНЯ *POLYMORPHUS STRUMOSOIDES*
(*ACANTHOCEPHALA, POLYMORPHIDAE*)

В. П. Никишин

Впервые описано электронно-микроскопическое строение гиподермы и субповерхностной мускулатуры сформированных личинок скребней *Polymorphus strumosoides*.

Одним из актуальных направлений гельминтологии является познание механизмов адаптации личинок гельминтов, развивающихся в беспозвоночных, к паразитированию в теплокровном окончательном хозяине. Переходу к последнему способствует ряд структур, формирующихся у гельминтов в лярвогенезе. К ним в первую очередь следует отнести защитные оболочки, у личинок скребней, представленные капсулой и цистой. Образование капсулы связывают с ответной реакцией гемоцитов хозяина (Mercer, Nicholas, 1967; Rotheram, Crompton, 1972), а ее внутренний слой, возможно, секретируется самими акантеллами (Crompton, 1964). Циста, по данным световой микроскопии, представляет собой тонкую оболочку, полностью окружающую цистаканта; функция ее остается неясной.

Малочисленность сведений об ультраструктуре стенки тела скребней, в особенности их личинок, не позволяет оценить роль отдельных элементов покровов в онтогенезе. В связи с этим предпринято электронно-микроскопическое изучение стенки метасомы цистаканта *Polymorphus strumosoides* Lundström, 1942 — паразита водоплавающих птиц Субарктики, развитие которого на Северо-Востоке СССР осуществляется с участием *Gammarellus pulex* в качестве промежуточного хозяина (Атрашкевич, 1975). Выбор объекта обусловлен, с одной стороны, отсутствием в литературе сведений об организации покровов этих скребней, а с другой — возможностью сравнить полученные результаты с данными по скребням близкого вида *P. minutus*, ультраструктура гиподермы которых хорошо изучена (Crompton, Lee, 1965; Butterworth, 1969).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Цистакантов *P. strumosoides* из спонтанно инвазированных гаммарусов фиксировали в 2%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере (рН 7.4) в течение 48 ч, постфиксировали 2 %-ным тетраоксидом осмия по Кол-филду в течение 2 ч, обезвоживали в спиртах и заключали в эпон-аралдитовую смесь. Часть личинок перед обезвоживанием окрашивали забуференным 1.5 %-ным уранилацетатом (рН 5.6), остальных личинок окрашивали в процессе обезвоживания 1 %-ным уранилацетатом в 70 %-ном спирте. Срезы контрастировали цитратом свинца и исследовали в электронном микроскопе Tesla BS-500.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные личинки окружены двуслойной капсулой толщиной 1.8—2.7 мкм. Ее внутренний слой (0.16—0.20 мкм) прерывистый, образован плотным мелкозернистым материалом, перемежающимся скоплениями менее плотной

субстанции (рис. 1, *a*; см. вкл.). В наружном слое имеются мелкие пузырьки, ламеллярные тельца и фрагменты мембран в виде коротких трубочек. Содержимое капсулы представлено скоплениями мембранныго материала и плотных мелкозернистых телец, не окруженных мембраной; в одном случае оно заполнило просвет между капсулой и личинкой (рис. 1, *б*).

Поверхность цистаканта на большем протяжении ровная. Его пресома и передняя часть метасомы, а также задняя часть тела инвагинированы и заполняют большую часть полости тела. На поверхности тела вблизи инвагинатов имеются глубокие и широкие складки. Исследованию подвергалась средняя часть метасомы, которую мы будем называть просто метасомой.

Тело личинок покрыто неоднородной оболочкой толщиной 0.6—1.9 мкм, образованной тонкими переплетающимися фибрillами с расположеннымми на них мелкими гранулами (рис. 1, *a*). В ее внутреннем слое толщиной 0.05—0.10 мкм фибрillы ориентированы более или менее перпендикулярно поверхности тела. Наружный слой более рыхлый, с хаотичной ориентацией фибрill, пересекается радиальными ворсинкоподобными сгущениями материала (рис. 1, *a, б*). В переднем полюсе метасомы этот слой в виде отдельных скоплений рыхлого материала (рис. 1, *в*), а в складках тела он разрежен, но имеет большую толщину, чем в других участках метасомы. Между слоями поверхностной оболочки иногда наблюдаются полости, содержащие везикулы и ламеллярные тельца.

Стенка тела цистаканта состоит из трехслойной гиподермы, изнутри и снаружи ограниченной цитоплазматическими мембранами, базальной пластинки и субповерхностной мускулатуры. К наружной мембране гиподермы прилежит изнутри электроннодонная псевдокутикулярная пластинка; толщина ее вместе с мембраной 28—35 нм. Узкой светлой прослойкой она отделена от внутреннего менее плотного слоя толщиной 20—30 нм. Таким образом, толщина всего покровного комплекса 50—80 нм.

Для наружного слоя гиподермы характерны многочисленные радиальные каналы, открывающиеся на поверхность тела узкими порами (рис. 1, *в*). Диаметр пор колеблется от 12 до 18 нм; некоторые из них расширены до 35—47 нм. Стенки каналов образованы мембраной, переходящей на гиподерму. Их погруженные части расширены в крупные светлые вакуоли диаметром 0.5—0.8 мкм. На срезах, ориентированных параллельно поверхности тела, хорошо заметна уплощенная форма вакуолей (рис. 1, *г*). Содержимое их представлено рыхлыми скоплениями гранулярного и мембранныго материала (рис. 1, *а*). Длина каналов вместе с вакуолями 2.1—3.0 мкм; они погружены в умеренно-плотную цитоплазму, в которой выявляются отдельные радиальные волокна и мелкие светлые пузырьки.

Центральный слой гиподермы имеет толщину от 5 до 8 мкм и заполнен упорядоченно расположеннымми волокнами. По краям слоя и в его центральной части волокна имеют продольное направление, в других участках — циркулярное. Диаметр продольных волокон 0.15—0.20, циркулярных — 0.25—0.35 мкм. Каждое волокно образовано неплотно прилегающими друг к другу фибрillами диаметром 40—50 нм (рис. 2, *а*; см. вкл.).

Внутренний слой гиподермы наиболее толстый, не менее 10 мкм толщиной. От центрального слоя он отделен группами циркулярных волокон. Этот слой характеризуется наличием многочисленных митохондрий и липидных капель, радиальных волокон, лакун, гиподермальных ядер. Митохондрии встречаются на протяжении всего слоя, но вблизи лакун и гиподермальных ядер образуют скопления (рис. 2, *а, б*). Форма митохондрий овальная или палочковидная, размеры 0.3—1.8×0.25—0.30 мкм, кристы немногочисленные, матрикс плотный. Помимо митохондрий, выявляются элементы комплекса Гольджи со светлым содержимым и короткие канальцы гранулярной эндоплазматической сети. Липидные капли имеют округлую форму (рис. 2, *а*) и достигают 3.5—4.3 мкм в диаметре. Наибольшее их количество наблюдается в средней части описываемого слоя; в других участках гиподермы и в лакунах они располагаются по одиночке или небольшими группами. Радиальные волокна более многочисленны в передней части метасомы (рис. 1, *д*). Диаметр их варьирует от 0.10 до 0.25 мкм. Основания волокон связаны с базальной мембраной гиподермы,

а вершины выявляются в ее наружном слое. Лакуны сосредоточены в базальной половине внутреннего слоя гиподермы (рис. 2, *а*). На срезах они выглядят как участки цитоплазмы с вкраплением мелких светлых пузырьков и полостей, ограниченные скоплениями митохондрий и липидных капель. В лакунах или вне их располагаются гиподермальные ядра (рис. 2, *б*). Форма их варьирует от овальной до лопастной, размеры составляют $8.0-9.0 \times 2.7-4.0$ мкм. Умеренно плотная кариоплазма включает рыхлое ядрышко и мелкие скопления

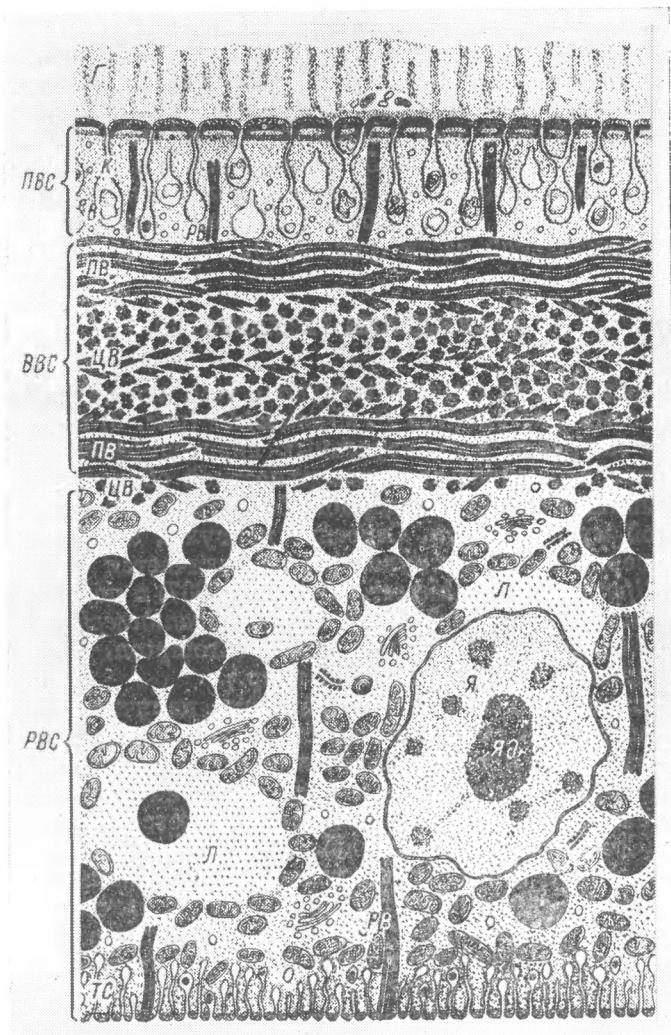


Рис. 3. Схема строения гиподермы средней части метасомы цистаканта *P. strumosoides*.
Обозначения такие же, как на рис. 1 и 2.

хроматина. Вблизи ядер в цитоплазме обычно наблюдаются небольшие скопления плотного волокнистого материала.

Участок гиподермы толщиной 0.3—1.1 мкм, прилежащий к ее основанию, заполнен многочисленными инвагинатами базальной мембраны. В одних случаях они имеют вид апикально расширенных трубочек диаметром 20—30 нм (рис. 1, *д*; 2, *б*), в других — вид везикул (рис. 2, *б*, *г*). В обоих случаях в инвагинатах иногда выявляются плотные гранулы диаметром 14—15 нм.

Под гиподермой имеется узкий слой плотного материала, по мнению некоторых авторов, гликокаликса (Beermann e. a., 1974). Между ним и субповерхностной мускулатурой располагается базальная пластинка, образованная продольными фибрillами (рис. 2, *г*). Такие же фибрillы, но лежащие

более рыхло и хаотично, видны и в межклеточных пространствах мышечного слоя; многие из них берут начало от наружной мембранны мышечных клеток. Субповерхностная мускулатура организована в два слоя. В наружном слое мышечные элементы лежат близко друг к другу, а миофиламенты имеют циркулярное направление. Элементы внутренней, продольной мускулатуры располагаются отдельными группами, вследствие чего видны не на всех срезах. Мышечные клетки немногочисленные, крупные, одноядерные (рис. 2, *δ*). Форма их уплощенно-овальная с крупными отростками. Ядра локализуются ближе к внутреннему краю клеток, содержат небольшое ядрышко и незначительное количество хроматина. Плотность цитоплазмы варьирует от низкой до умеренной. Из органелл наиболее многочисленны митохондрии, образующие скопления вблизи сократительных элементов и в перинуклеарной области. Выявляются также рибосомы и комплекс Гольджи. Сократительные элементы в виде сплошного пласта толщиной 1—2 мкм локализуются в дистальной части клеток. Этот пласт с интервалами 0.15—0.35 мкм пересечен радиальными септами (Hammond, 1967) толщиной 30 нм. В нем выявляются толстые и тонкие миофиламенты, причем первые сосредоточены вблизи септ, а вторые — на протяжении всей сократительной части (рис. 2, *ε*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что архитектоника покровных тканей метасомы цистакантов *P. strumosoides* (рис. 3) подчиняется общему плану строения покровов всех изученных акантоцефалов. Стенка их тела, как и других скребней, образована поверхностной оболочкой (эпикутикулой), трехслойной симпластической гиподермой, базальной пластинкой и двуслойной субповерхностной мускулатурой. Строение капсулы, а также базальной пластиинки и субповерхностной мускулатуры не отличается от описанного у цистакантов *Moniliformis dubius* (Mercer, Nicholas, 1967) и половозрелых скребней *Polymorphus minutus*, *Pomphorhynchus laevis*, *Acanthocephalus ranae*, *Macroacanthorhynchus hirudinaceus* и других видов (Crompton, Lee, 1965; Stranack e. a., 1966; Hammond, 1967; Diaz, 1972, и др.).

Для исследованных цистакантов характерно наличие на их поверхности толстой войлокоподобной оболочки, по своей локализации аналогичной эпикутикуле половозрелых скребней. Гистохимическое ее изучение у цистакантов и половозрелых скребней показало, что эта оболочка представляет собой гликокаликс, основными компонентами которого являются кислые и нейтральные полисахариды (Crompton, 1963; Nicholas, Mercer, 1965; Wright, Lumsden, 1968). Последние авторы отмечают, что толщина гликокаликса варьирует у цистакантов от 0.7 до 1.4 мкм и значительно превышает таковую у имагинальных форм (0.5—0.6 мкм). У исследованных нами цистакантов гликокаликс имеет толщину 0.6—1.9 мкм и морфологически почти не отличается от описанного у личинки *Moniliformis dubius* (Wright, Lumsden, 1968): в обоих случаях он характеризуется двуслойным строением и образован тонкими переплетающимися фибрillами и мелкогранулярным материалом. Единственное различие заключается в наличии у личинок *Polymorphus strumosoides* радиальных ворсинкоподобных сгущений материала гликокаликса, возможно, способствующих стабилизации последнего. Таким образом, «циста», выявляемая у инвазионных личинок скребней на светооптическом уровне, представляет собой слой гликокаликса.

Отсутствие данных о динамике наружной поверхности скребней в процессе их лярвогенеза не позволяет сделать вывод о времени формирования и функциональной роли гликокаликса цистакантов. Учитывая, что у половозрелых скребней различных таксономических групп в отличие от цистакантов он имеет значительно меньшую толщину, а образующий его материал разрежен и организован в один слой (Crompton, Lee, 1965; Wright, Lumsden, 1969; Diaz, 1972; Beermann e. a., 1974), можно предположить, что гликокаликс цистакантов формируется после инвагинации пресомы и выполняет защитную функцию, обеспечивая переживание сформированных личинок в промежуточном хозяине.

Гиподерма исследованных личинок пронизана сложно организованной сетью волокон. Такие волокна характерны для гиподермы всех исследованных половозрелых скребней (Богоявленский, Иванова, 1978), но не обнаружены у акантотов (Wright, Lumsden, 1970). У личинок *P. minutus* первые единичные волокна появляются в войлочном слое гиподермы в конце стадии средней акантеллы-2 (Butterworth, 1969). Не исключено, что система гиподермальных волокон формируется у скребней лишь на завершающих стадиях лярвогенеза. У исследованных цистакантов эти волокна образованы не сплошным гомогенным материалом, как у половозрелых гельминтов (Crompton, Lee, 1965; Stranack e. a., 1966), а состоят из отдельных фибрилл; сходным образом устроены гиподермальные волокна скребня-великана (Diaz, 1972). Функциональное значение волокон, в частности войлочно-волокнистого слоя, заключается в стабилизации гиподермы (Богоявленский, Иванова, 1978). У цистакантов эти волокна, по-видимому, обеспечивают устойчивость гиподермы к механическим воздействиям в начальных участках пищеварительного тракта окончательного хозяина.

Следующей особенностью покровов цистакантов *P. strumosoides* являются многочисленные инвагинаты базальной мембранны гиподермы, образующие самостоятельный «трубочковый» слой. Он отсутствует у личинок скребней на более ранних стадиях развития (Wright, Lumsden, 1970), но выявляется у имагинальных форм (Crompton, Lee, 1965; Diaz, 1972; Beermann e. a., 1974). Складчатость базальной мембранны обычно рассматривается как приспособление к увеличению ее активной поверхности, участвующей в обмене между гиподермой и фиброзной тканью (Stranack e. a., 1966; Hammond, 1967). Кромптон и Ли (Crompton, Lee, 1965) обнаружили во внутреннем слое гиподермы и в фиброзной ткани *P. minutus* плотные гранулы, по их мнению, липидной природы. Учитывая имеющиеся сведения об абсорбции липидов областью шейки акантоцефалов (Bullock, 1949; Pflugfelder, 1949), они предположили, что через базальную мембранны осуществляется транспорт липидов в гиподерму метасомы из фиброзной ткани, куда они попадают через лемниски. Наши результаты не противоречат мнению о транспортной роли базальной мембранны, но свидетельствуют о локальности (неоднородность «трубочкового» слоя) и низкой интенсивности (малочисленность гранул в ее инвагинатах) обменных процессов у цистакантов *P. strumosoides*. По-видимому, этот слой формируется на завершающих стадиях лярвогенеза, а его функциональное значение в полной мере проявляется во время паразитирования акантоцефалов в окончательном хозяине.

Гиподерма метасомы цистакантов *P. strumosoides* по своему строению (рис. 3) весьма напоминает стенку цисты цистицеркоидов гименолепидид (Краснощеков, Никишин, 1979). У тех и других поверхность покрыта толстым слоем гликокаликса, в ряде случаев имеющим сходное строение; фиброзные слои цисты можно рассматривать как аналог войлочно-волокнистого слоя гиподермы, а клеточный слой — как аналог радиально-волокнистого слоя гиподермы. Функциональное значение стенки цисты заключается в защите личинки от повреждающих факторов в начальных участках пищеварительного тракта окончательного хозяина (Краснощеков, 1980). У цистакантов эту функцию наряду с трофической, осморегулирующей и некоторыми другими выполняют покровы непосредственно самого гельминта. Таким образом, гиподерма средней части метасомы цистакантов *P. strumosoides* является сложноорганизованной и полифункциональной тканью, обеспечивающей более длительное проживание сформированных личинок в промежуточном хозяине и способствующей заражению и паразитированию акантоцефалов в окончательном хозяине.

Л и т е р а т у р а

А т р а ш к е в и ч Г. И. К обнаружению цистакантов *Polymorphus strumosoides* Lundström, 1942 (Acanthocephala: Polymorphidae) в *Gammarus pulex* Linne, 1758 дельты реки Чун (Северо-Западная Чукотка). — В кн.: Паразитические организмы Северо-Западной Азии. Владивосток, 1975, с. 247—253.
Б о г о я в л е н с к и й Ю. К., И в а н о в а Г. В. Микроструктура тканей скребней. М., Наука, 1978. 217 с.

Краснощеков Г. П. Церкомер — личиночный орган цестод. — Журн. общ. биологии, 1980, т. 41, вып. 4, с. 615—627.

Краснощеков Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура защитных оболочек личинок цестод. — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки, М., Наука, 1979, с. 116—132.

Beermann I., Arai H., Costerton J. The ultrastructure of the lemnisci and body wall of *Octospinifer macilentus* (Acanthocephala). — Can. J. Zool., 1974, vol. 52, N 5, p. 553—555.

Bullock W. L. Histochemical studies on the Acanthocephala. II. The distribution of glycogen and fatty substances. — J. Morph., 1949, vol. 84, p. 201—226.

Butterworth P. E. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex*. — Parasitology, 1969, vol. 59, p. 373—388.

Crompton D. W. T. Morphological and histochemical observations on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782), with special reference to the body wall. — Parasitology, 1963, vol. 53, p. 663—685.

Crompton D. W. T. The envelope surrounding *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) during its development in the intermediate host, *Gammarus pulex*. — Parasitology, 1964, vol. 54, p. 721—735.

Crompton D. W. T., Lee D. L. The fine structure of the body wall of *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala). — Parasitology, 1965, vol. 55, p. 357—364.

Diaz Cosin D. J. La pared del cuerpo de *Macroacanthorhynchus hirudinaceus*. — Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.), 1972, vol. 70, N 3—4, p. 239—270.

Hammond R. A. The fine structure of the trunk and praesoma wall of *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788), Lühe, 1911. — Parasitology, 1967, vol. 57, N 3, p. 475—486.

Mercer E. H., Nicholas W. L. The ultrastructure of the capsule of the larval stages of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in the cockroach *Periplaneta americana*. — Parasitology, 1967, vol. 57, p. 169—174.

Nicholas W. L., Mercer E. H. The ultrastructure of the tegument of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). — Quart. J. Microscop. Sci., 1965, vol. 106, p. 137—146.

Pflugfelder O. Histophysiologie Untersuchungen über die Fettresorption darmloser Parasiten: Die Funktion der Lemnisen der Acanthocephalan. — Z. Parasitenk., 1949, Bd 14, S. 274—280.

Rotheram S., Crompton D. W. T. Observations on the early relationship between *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) and the haemocytes of the intermediate host, *Periplaneta americana*. — Parasitology, 1972, vol. 64, p. 15—21.

Stranack F. R., Woodhouse M. A., Griffin R. L. Preliminary observations on the ultrastructure of the body wall of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). — J. Helminthol., 1966, vol. 40, N 3—4, p. 395—402.

Wright R. D., Lumsden R. D. Ultrastructural and histochemical properties of the acanthocephalan epicuticle. — J. Parasitol., 1968, vol. 54, N 6, p. 1111—1123.

Wright R. D., Lumsden R. D. Ultrastructure of the tegumentary pore-canal system of the acanthocephalan *Moniliformis dubius*. — J. Parasitol., 1969, vol. 55, N 5, p. 993—1003.

Wright R. D., Lumsden R. D. The acanthor tegument of *Moniliformis dubius*. — J. Parasitol., 1970, vol. 56, N 4, p. 727—735.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР, Магадан

Поступила 22 мая 1984

FINE STRUCTURE OF THE WALL OF METASOMA
OF THE CYSTACANTH *POLYMORPHUS STRUMOSOIDES*
(ACANTHOCEPHALA, POLYMORPHIDAE)

V. P. Nikishin

S U M M A R Y

Electron microscope studies of integuments of cystacanth of *P. strumosoides* Lundström, 1942 have shown that their architecture is subject to the general structural pattern of integuments of all acanthocephals studied. Epidermis of studied larvae is characterized by the presence of a thick layer of glycocalyx on the surface of the body, the formation of a system of hypodermal fibres, a peculiar structure of inner part of hypoderm, which is separated into a special «tubular» layer. The above peculiarities provide a longer stay of formed larvae in the intermediate host and favour their infection of the definitive host. The hypodermal structure of the studied cystacanths has a definite similarity with that of the wall of larval cyst of cestodes belonging to the suborder Hymenolepida.

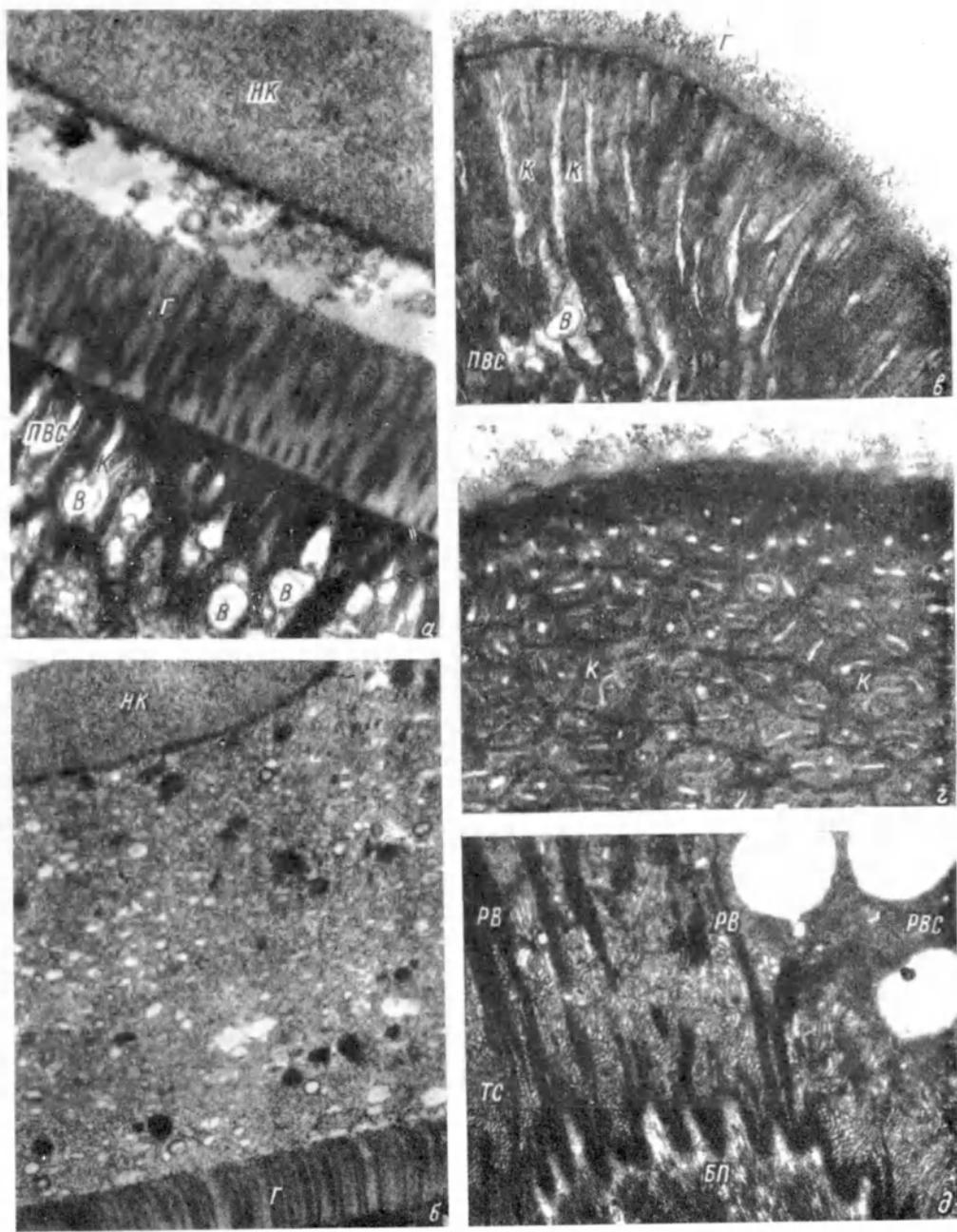


Рис. 1. Ультраструктура капсулы и гиподермы цистаканта *Polymorphus strumosoides*.
 а — капсула, гликокаликс и поперечно-волокнистый слой гиподермы средней части метасомы, ув. 18 800; б — фрагмент полости капсулы, заполненный содержимым, ув. 9100; в, г — продольный (в) и поперечный (г) срезы поверхностного участка гиподермы передней части метасомы, ув. 39 900, 37 000; д — базальный отдел гиподермы передней части метасомы, ув. 22 400. БЛ — базальная пластинка, В — вакуоли, Г — гликокаликс, К — каналы поперечно-волокнистого слоя гиподермы, КГ — комплекс Гольдрики, Л — лагуны, ЛК — липидные капли, М — митохондрии, МВ — мышечные волокна, НК — наружная капсула, НВС — поперечно-волокнистый слой гиподермы, ПК — покровный комплекс, РВ — радиальные гиподермальные волокна, РВС — радиально-волокнистый слой гиподермы, ТС — «трубочковый» слой гиподермы, ЦВ — циркулярные гиподермальные волокна, Я — ядро, Яд — ядрышко.

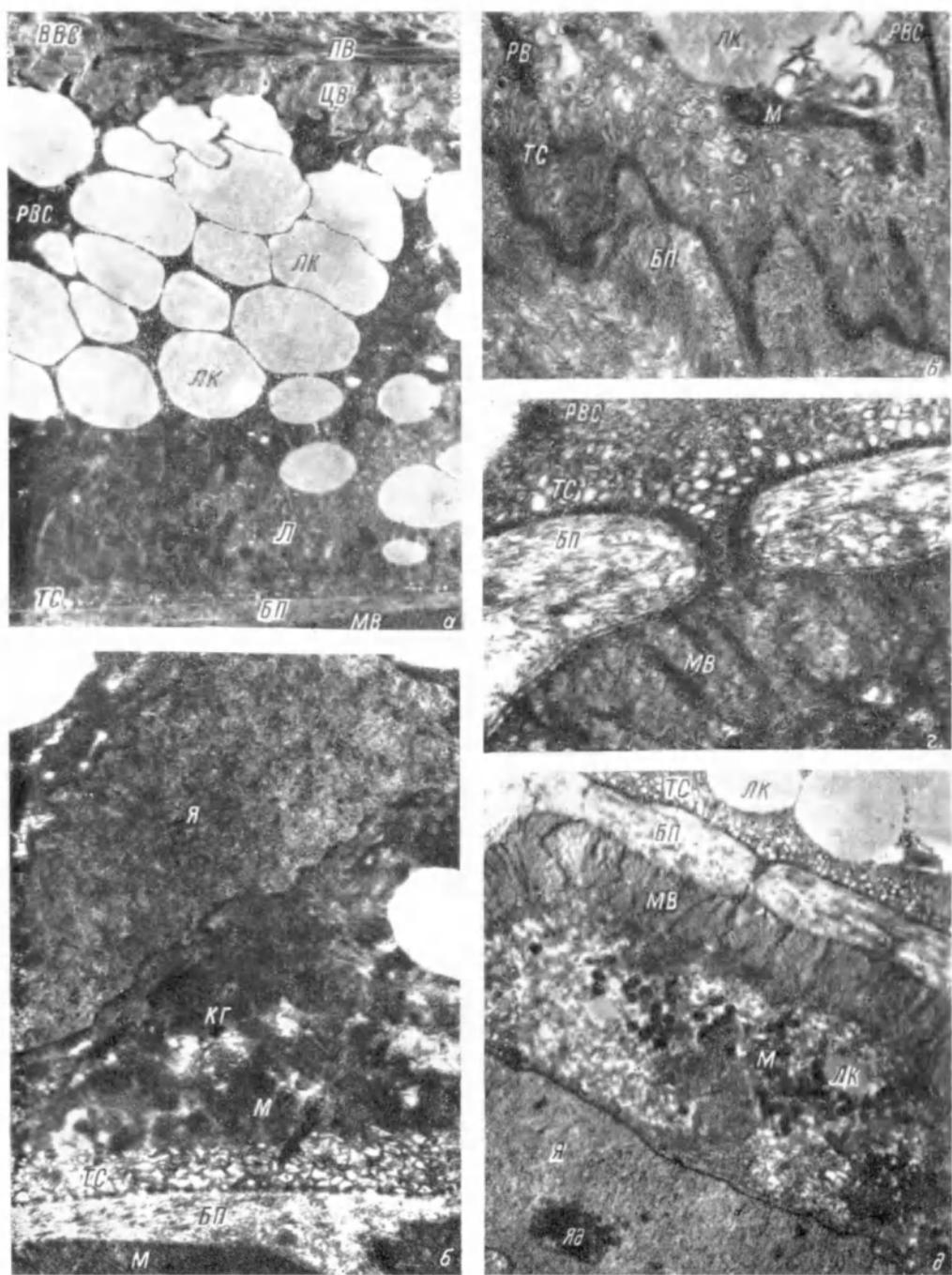


Рис. 2. Ультраструктура гинодермы и субповерхностной мускулатуры цистаканта *P. strumosoides*.

а — фрагмент войлочно-волокнистого и радиально-волокнистого слоев гиподермы со скоплением липидных капель в цитоплазме последнего, ув. 8700; б — фрагмент гиподермального ядра, ув. 18 200; в — «трубочковый» слой гиподермы задней части метасомы, ув. 20 300; г — сократительная часть мышечной клетки, ув. 20 500; д — клетка субповерхностной мускулатуры, ув. 8300. BBC — войлочно-волокнистый слой гиподермы, ПВ — продольные гиподермальные волокна.
Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.